Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	46	4	Brux. 21.1.1970

CONTRIBUTION A L'ETUDE MORPHOLOGIQUE, SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENIQUE DES EPHEMEROPTERES JURASSIQUES D'EUROPE CENTRALE

V. HEXAGENITIDAE = PAEDEPHEMERIDAE (SYN. NOV.)

PAR

Georges DEMOULIN (Bruxelles)

(Avec 1 planche hors texte)

On commence seulement à comprendre combien variée était la faune des Ephéméroptères de la région paléarctique au Jurassique. Si on y trouve encore les derniers représentants des « permoplectoptères » (*Mesephemeridae*), on y voit surtout un éventail assez large de familles et sous-familles de type « euplectoptère ». Plusieurs, certes, sont maintenant éteintes (*Aenigmephemeridae, Hexagenitidae Hexagenitinae, Siphlonuridae ? Epeoromiminae, Ametropodidae ? Mesonetinae*); mais d'autres ont persisté jusqu'à nos jours (*Siphlonuridae Siphlonurinae, Baetidae*).

Il est manifeste que c'est au début de l'ère secondaire qu'ont dû apparaître les premiers groupes à ailes postérieures réduites; mais leur origine à partir des formes plus anciennes connues, à ailes homonomes, reste contestée. Ce problème phylogénique demeuré en suspens explique l'intérêt particulier porté à une famille jurassique de Bavière que je n'ai volontairement pas citée plus haut : les *Paedephemeridae*. Cette famille ne comprend qu'un seul genre : *Paedephemera* HANDLIRSCH, 1908. Ce genre a été créé pour quatre espèces dont l'espèce type *P. multinervosa* (OPPENHEIM) a été suffisamment en détail figurée au point de vue alaire. Selon A. HANDLIRSCH (op. cit., pl. XLVI, fig. 27), cette espèce posséderait une aile antérieure déjà triangulaire, mais avec un bord postérieur encore fort convexe et dépourvu de tornus; l'aile postérieure atteindrait encore en longueur les 2/3 de l'antérieure.

P. multinervosa serait donc, morphologiquement, intermédiaire entre les « permoplectoptères » à ailes homonomes et les « euplectoptères » à ailes postérieures réduites au moins de moitié. On voit immédiatement les déductions d'ordre phylogénique qu'on peut en tirer !... Mais on verra surtout plus loin ce qu'il faut penser des données proposées par A. HANDLIRSCH (loc. cit.).

Il y a quelque temps déjà, j'ai fait remarquer (G. DEMOULIN, 1954) que tous les « euplectoptères » du Jurassique de Bavière (sauf peut-être *Paedephemera schwertschlageri* HANDLIRSCH) possèdent une aile antérieure dont la MA présente des branches concentriques. Après avoir cru un moment que cette structure nervuraire pouvait correspondre à un stade transitoire du passage au stade « euplectoptérien », j'ai rapidement proposé de réunir les *Paedephemeridae* et les *Hexagenitidae* en une seule famille (G. DEMOULIN, 1955); depuis lors, j'ai continué à défendre ce point de vue. Mais O. A. TSHERNOVA (1961), plaçant *Ephemeropsis* EICHWALD (Jurassique de Sibérie) à côté de *Hexagenites* SCUDDER (Jurassique de Bavière) dans les *Hexagenitidae*, a estimé (sur l'unique base des données de A. HANDLIRSCH, op. cit.) qu'il y a une différence foncière entre cette famille et les *Paedephemeridae*. Elle a toutefois placé les deux familles dans une super-famille des *Paedephemeridea*. Faute d'arguments nouveaux, j'ai (G. DEMOULIN, 1967) respecté cette façon de voir, tout en faisant remarquer que nos connaissances sur les *Paedephemera* étaient encore fort insuffisantes.

Pour résoudre ce problème systématico-phylétique, il fallait revoir le holotype de *Paedephemera multinervosa* (OPPENHEIM), espèce type du genre, et aussi celui de *Paedephemera schwertschlageri* HANDLIRSCH. Je remercie très vivement M. le Dr. K. W. BARTHEL, Oberkonservator de la Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (München) et M. le Prof. Dr. F. MAYR, de la Phil.-Theol. Hochschule (Eichstätt), qui m'ont très aimablement facilité l'examen des deux fossiles.

1. — Le Holotype de *Paedephemera multinervosa* (OPPENHEIM)

Il s'agit d'un exemplaire ♀ apparemment couché sur le flanc droit (planche I, fig. 1), avec les quatre ailes appliquées les unes sur les autres et en certains endroits chiffonnées. En fait, j'ai des raisons de croire qu'il s'agit ici d'une empreinte négative; mais la confusion provoquée par le mélange de nervures hautes et basses appartenant aux quatre ailes superposées ne facilite guère une décision à ce sujet.

Si les ailes sont assez bien conservées, il n'en est pas de même du corps, dont la forme générale est seulement suggérée. On distingue cependant les urites IV-X, sur la région dorsale desquels il semble être resté la trace d'une patte incomplète (postérieure ?) peu déchiffrable. Les cerques et paracerque ne sont pas conservés.

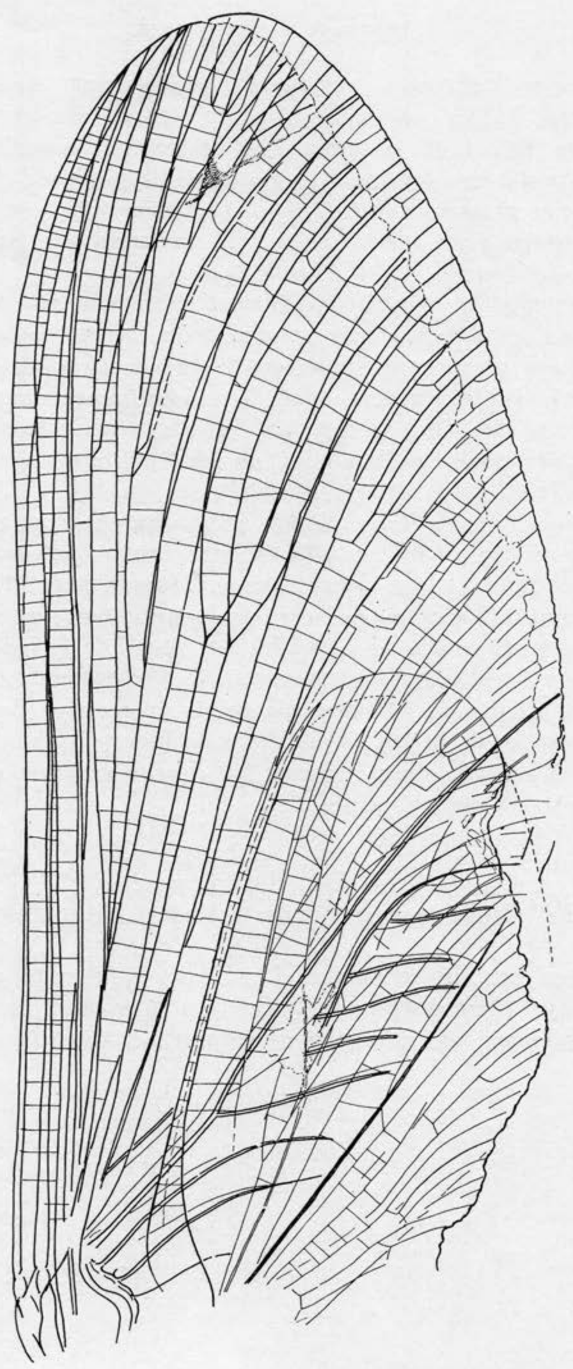


Fig. 1. — *Hexagenites cellulosus* (HAGEN) ♀ (Holotype de *Paedephemera multinervosa* (OPPENHEIM) in Bayer. Staatssamml. Pal. & hist. Geol., München).
Les quatre ailes superposées, en vue latérale gauche; × 8 env. On notera que la superposition des ailes ne facilite pas l'identification des nervures et leur attribution à l'une ou l'autre aile; la longueur exacte (et par conséquent les attaches) des nervules transverses ne peut toujours être garantie.

La silhouette générale correspond parfaitement aux figures de P. OPPENHEIM (1888, pl. XXX, fig. 19) et de F. MEUNIER (1898, pl. XVIII, fig. 48). L'aile antérieure est nettement triangulaire, avec tornus et bord postérieur droit. La forme générale proposée par A. HANDLIRSCH (op. cit., pl. XLVI, fig. 27) pour les deux ailes est incorrecte; de même malheureusement que le schéma de nervation. On trouvera ici une version bien différente (fig. 1 dans le texte).

L'aile antérieure est longue de 22 mm. Sa nervation n'a pu être déchiffrée dans tous ses détails; mais certains traits caractéristiques sont bien apparents. On y trouve non seulement la MA à branches concentriques dont j'ai parlé antérieurement, mais — contrairement aux données de A. HANDLIRSCH (loc. cit.) — le champ de RS présente le nombre normal de nervures principales et le champ de MP est large avec nombreuses intercalaires (IMP plus proche de MP^1 que de MP^2). Quant à CuA, elle est bifide (avec CuA^1 et CuA^2) et sa fourche contient une ICuA irrégulière, parallèle à CuA^1 et unie au bord cubito-anal par des nervules sigmoïdales obliques. L'aile postérieure ne dépasse guère 11 mm en longueur et comporte bien plus de nervures longitudinales que ne le croyait A. HANDLIRSCH. Il se peut que la MA ait été bifide (avec IMA ?) mais un accident de fossilisation doit, sur la seule aile postéricure visible, avoir fait glisser le champ de MA sous la partie postérieure de celui de RS. Quant au corps, pour autant qu'on puisse en juger, il devait atteindre une longueur de 22-23 mm. Son mauvais état de conservation ne permet pas de voir s'il existait un oviscapte.

2. — Le Holotype de *Paedephemera schwertschlageri* HANDLIRSCH

Le spécimen est fort incomplet. Du corps, il ne reste qu'une rondebosse grossière, correspondant apparemment à la tête, au thorax et au début de l'abdomen. On ne sait rien des pattes ni des filaments caudaux.

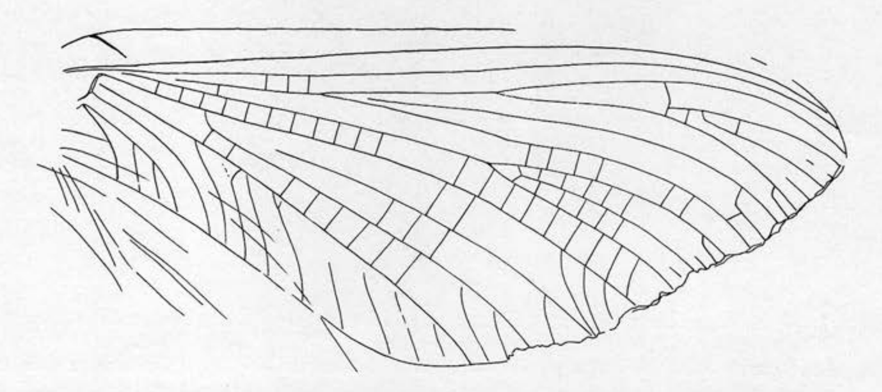
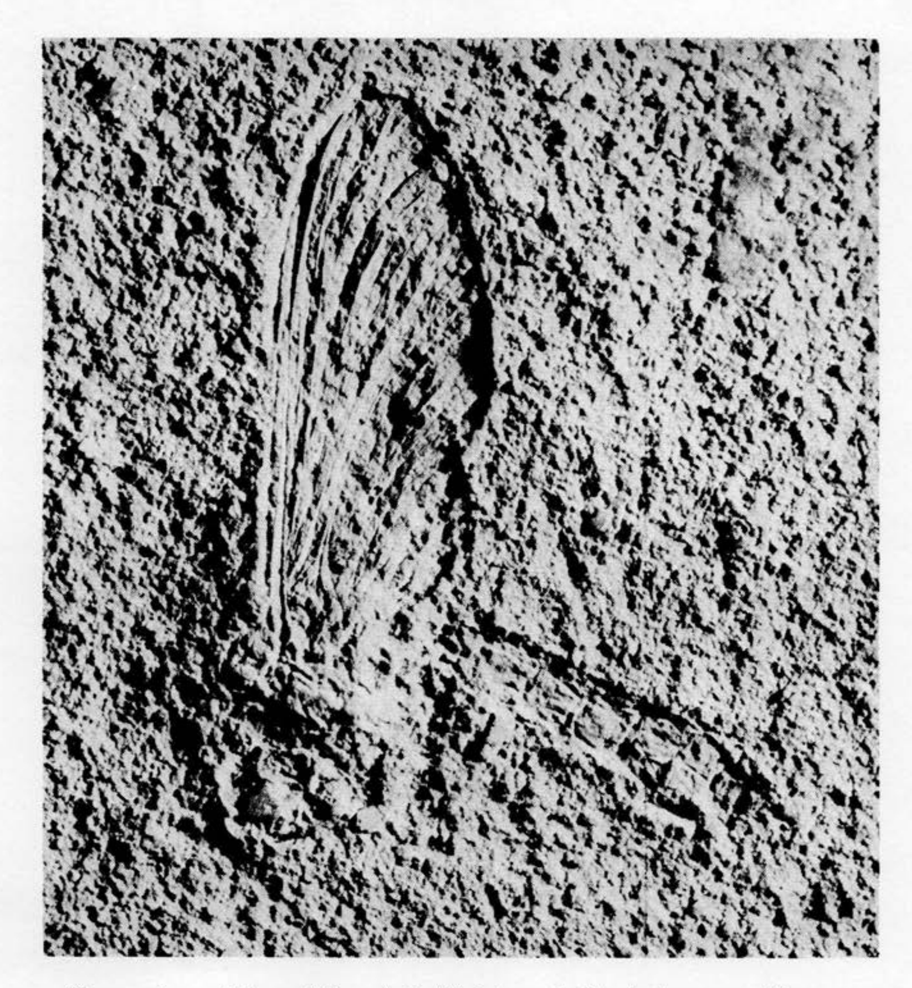


Fig. 2. — *Olgisca schwertschlageri* (HANDLIRSCH), Holotype, aile antérieure droite; × 7 env. (Phil.-Theol. Hochschule, Eichstätt).



Hexagenites cellulosus (HAGEN) ♀ (Holotype de *Paedephemera multinervosa* (OPPENHEIM) in Bayer. Staatssamml. Pal. & hist. Geol., München).
Vue générale de l'empreinte; × 3,6 env. L'insecte se présente en vue latérale gauche.

G. DEMOULIN. — Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe centrale.

V. Hexagenitidae = Paedephemeridae (syn. nov.).

Du côté gauche, l'aile antérieure est repliée longitudinalement (tornus sur bord costal) et les nervures conservées ne peuvent rien nous apprendre; l'aile postérieure manque. Du côté droit, l'aile postérieure est conservée, mais complètement chiffonnée; sa nervation est indéchiffrable. Par contre, l'aile antérieure est pratiquement complète (région ptérostigmale et étroite marge externe rongées). La nervation (fig. 2 dans le texte) est absolument siphlonuridienne; les nervules tranverses ne sont que partiellement conservées. Cette aile a une longueur de 15 mm.

TAXONOMIE ET NOMENCLATURE

1. — Paedephemera multinervosa (OPPENHEIM)

Situs générique. — Le genre *Paedephemera* HANDLIRSCH a été créé par opposition à *Mesephemera* HANDLIRSCH, dont il se distingue par son aile postérieure raccourcie. Or c'est là un caractère qu'on retrouve non seulement chez tous les Ephémères actuels mais qui était déjà bien répandu au Jurassique; il n'a donc pratiquement pas de valeur taxonomique. Par contre, l'aile antérieure de l'espèce type *P. multinervosa* montre une silhouette et une nervation absolument semblables à celles de l'autre espèce type *Hexagenites weyenberghi* SCUDDER (dont l'aile postérieure, peu connue, est également réduite).

Je ne vois aucune raison valable de distinguer deux genres et je considère que *Paedephemera* HANDLIRSCH doit tomber en synonymie de *Hexagenites* SCUDDER.

Situs spécifique. — Si *Hexagenites* est monospécifique, *Paedephemera* a été créé pour quatre espèces : l'espèce type *multinervosa* (OPPENHEIM), *mortua* (HAGEN), *oppenheimi* HANDLIRSCH et *schwertschlageri* HANDLIRSCH. Je discuterai plus loin la dernière espèce citée. Par contre, j'ajouterai à la liste l'*Ephemera cellulosa* HAGEN que A. HANDLIRSCH (op. cit.) plaçait dans *Mesephemera* mais que j'ai montré antérieurement (G. DEMOULIN, 1954, 1955, 1967) appartenir à *Paedephemera*.

En fait, ces diverses espèces n'ont été séparées que sur la base de différences dans la longueur des ailes antérieures : *multinervosa*, 22 mm; *cellulosa*, 21 mm; *mortua*, 19 mm (teste A. HANDLIRSCH, op cit.; 16 mm teste H. HAGEN, 1862 !); *weyenberghi*, 19 mm; *oppenheimi*, 16 mm (mais aile très apparemment tronquée accidentellement à l'apex !). A mon avis, ces longueurs restent dans les limites normales d'une variation individuelle — et éventuellement sexuelle (1) — et je propose de les attribuer toutes à une seule et même espèce qui s'appellera alors, par priorité, *Hexagenites cellulosus* (HAGEN).

(1) Les holotypes de *multinervosa* et de *weyenberghi* sont des ♀♀ (respectivement 22 et 19 mm); l'exemplaire de *mortua* du Musée Teyler (cfr. G. DEMOULIN, 1955) est un ♂ (19 mm).

S i t u s f a m i l i a l . — Les familles *Paedephemeridae* et *Hexagenitidae* ayant pour types des genres synonymes tombent également en synonymie. Les deux noms ayant été créés par A. LAMEERE à la même date et dans un même travail, je propose — en vertu de l'article 24 (a) du Code International de Nomenclature Zoologique — d'utiliser dorénavant en priorité le nom *Hexagenitidae*.

S i t u s s u p e r - f a m i l i a l. — O. A. TSHERNOVA (1962) a isolé les *Hexagenitidae* + *Paedephemeridae* dans une super-famille *Paedephemeridea* qui — à tout le moins — devrait changer de nom. Mais, en fait, cette super-famille me paraît superflue et les *Hexagenitidae* peuvent être inclus dans les *Siphlonuroidea*.

2. — Paedephemera schwertschlageri HANDLIRSCH

S i t u s f a m i l i a l . — Avec son aile antérieure à branches de MA divergentes, son champ de MP non élargi, sa CuA non fourchue et non accompagnée d'une ICuA parallèle, *P. schwertschlageri* ne peut appartenir aux *Hexagenitidae*. Toute sa nervation tend à faire placer cette espèce dans les *Siphlonuridae*.

Après une période un peu naïve où l'on plaçait tous les fossiles d'Ephémères du Jurassique dans des genres actuels, il a été admis par réaction que les formes de cette époque lointaine devaient appartenir à des genres originaux et que l'apparition des familles récentes n'avait pu se placer que bien plus tard, au Tertiaire. Comme on le sait, la critique actuelle a adopté une opinion plus nuancée. Au début de ces pages, j'ai rappelé que, durant l'époque Jurassique, ont vécu en Sibérie des *Siphlonuridae* (*Stackelbergisca* TSHERNOVA); il est donc normal d'en trouver au même moment en Europe. Il n'est malheureusement pas possible de dire si la forme européenne appartient également à la sous-famille des *Siphlonurinae*; c'est cependant probable.

S i t u s s u p e r - f a m i l i a l . — Cette forme appartient évidemment à la super-famille *Siphlonuroidea*.

S i t u s g é n é r i q u e . — Par son aile antérieure à sigmoïdales cubitales simples et à branches de MP garnies de longues marginales courbes, *schwertschlageri* diffère de *Stackelbergisca*. Il est d'autre part fort douteux que cette espèce puisse déjà appartenir à un genre actuel. Je propose donc d'en faire l'espèce type d'un genre nouveau — principalement caractérisé par ses longues marginales de la MP. J'appellerai ce genre *Olgisca*, en l'honneur de M[me] Olga A. TSHERNOVA qui nous a si bien fait connaître les Ephéméroptères, tant actuels que fossiles, de l'U. R. S. S.

* * *

Ces divers remaniements peuvent se résumer comme suit :

Super-famille *SIPHLONUROIDEA* AUCT. = *Paedephemeridea* TSHERNOVA, 1962 (syn. nov.).

Famille *HEXAGENITIDAE* LAMEERE, 1917 = *Paedephemeridae* LAMEERE, 1917 (syn. nov.).

Sous-famille *HEXAGENITINAE* LAMEERE, 1917 (sensu G. DEMOULIN, 1967).

Genre *Hexagenites* SCUDDER, 1880 = *Paedephemera* HANDLIRSCH, 1908 (syn. nov.).

Hexagenites cellulosus (HAGEN) = *Ephemera cellulosa* HAGEN, 1862 (p. 115); = *Ephemera mortua* HAGEN, 1862 (p. 117); = *Hexagenites weyenberghi* SCUDDER, 1880; = *Ephemera ? multinervosa* OPPENHEIM, 1888; = *Paedephemera oppenheimi* HANDLIRSCH, 1908 (syn. nov.).

Famille *SIPHLONURIDAE* AUCT.

Genre *Olgisca* gen. nov.

Olgisca schwertschlageri (HANDLIRSCH) = *Paedephemera schwertschlageri* HANDLIRSCH, 1908 (comb. nov.) (espèce type).

RÉSUMÉ

Nouvel examen des holotypes de *Paedephemera multinervosa* (OPPENHEIM) et de *Paedephemera schwertschlageri* HANDLIRSCH, entraînant des remaniements taxonomiques avec synonymies nouvelles dont le résumé se trouve ci-dessus.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DEMOULIN, G.

1954. *Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes.* (Vol. Jubil. V. Van Straelen, I, p. 549.)

1955. *Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe Centrale. II. Paedephemeridae.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXI, 55.)

1967. *Id. IV. Hexagenitidae et Paedephemeridae.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XLIII, 21.)

HAGEN, H.

1862. *Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern.* (Palaeontographica, X, p. 96.)

HANDLIRSCH, A.

1906-1908. *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen.* (Leipzig, Engelmann, 1906-1908, 1430 pp.)

LAMEERE, A.

1917. *Etude sur l'évolution des Ephémères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)

MEUNIER, F.

1898. *Les Insectes des temps secondaires.* (Arch. Mus. Teyler, sér. 2, VI, 1 (1898), p. 85.)

OPPENHEIM, P.

1888. *Die Insektenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern.* (Palaeontographica, XXXIV, p. 215.)

SCUDDER, S.

1880. *The Devonian Insects of New Brunswick, with a note by Sir William Dawson.* (Anniv. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 1880, p. 3.)

TSHERNOVA, O. A.

1961. *Sur la position taxonomique et l'âge géologique du genre Ephemeropsis Eichwald (Ephemeroptera, Hexagenitidae)* (en russe, résumé anglais). (Entom. Obozr., XL, p. 858.)

1962. *Ordre Ephemeroptera. Ephémères,* in ROHDENDORF, B. B., *Eléments de Paléontologie. Trachéates et Chélicérates* (en russe). (Moscou, 1962, p. 55.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, Rue de la Limite 21 — 1030 Bruxelles